

FACTORES DETERMINANTES DEL MOVIMIENTO DE POLINIZADORES ENTRE LAS INFLORESCENCIAS DE UNA PLANTA TROPICAL

Maria Eugenia De la vega Quintero

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: maria.de@correounivalle.edu.com

Oscar Enrique Murillo-García

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: oscar.murillo@correounivalle.edu.com

RESUMEN

El comportamiento de forrajeo de los polinizadores es determinado por las características florales de las plantas, las cuales tienden a influenciar el comportamiento de los visitantes florales para mejorar la eficiencia de la polinización. Sin embargo, se conoce poco acerca del efecto de la distribución espacial de las plantas sobre los movimientos de los polinizadores y sus consecuentes tasas de visita floral; particularmente para los bosques tropicales. Por lo tanto, se evaluó la importancia relativa de la distribución espacial de la oferta floral, de las características florales y de factores ambientales sobre las tasas de visita de los polinizadores. Para lo cual se determinaron los movimientos de escarabajos del género *Cyclocephala* entre plantas de la especie *Xanthosoma mafaffa* (Araceae) en un bosque seco tropical. Además, se realizaron mediciones de diferentes características de las inflorescencias y de la temperatura de la cámara de la inflorescencia. Se encontró que la temperatura de la cámara de la inflorescencia siempre fue entre 1°C a 3°C superior a la temperatura ambiental. El movimiento de los polinizadores entre las inflorescencias no fue aleatorio ni estuvo restringido a las plantas que estaban más cercanas. Las inflorescencias que se encontraron a una mayor altura y que presentaron una temperatura mayor de la cámara presentaron un mayor número de visitas de escarabajos. Estos resultados sugieren que el flujo de polen entre plantas y por ende la estructura genética de la población pueden verse afectados debido a la naturaleza no aleatoria de los movimientos de los polinizadores, generando consecuencias evolutivas.

Palabras clave: Anidamiento, Cyclocephala, distribución espacial, ecología, modularidad, mutualismo, polinización, Xanthosoma mafaffa.

ABSTRACT

Foraging behavior of pollinators is often determined by floral traits of plants, which tend to influence the behavior of floral visitors to improve pollination efficiency. However, the effect of spatial distribution of plants on the movement of pollinators and their consequent rates of floral visitation is poorly known; particularly in tropical forests. Therefore, we assessed the relative importance of spatial distribution of floral resources, inflorescence traits and environmental factors on visitation rates of pollinators. Thus, we determined movements of beetles of the genus *Cyclocephala* among plants of *Xanthosoma mafaffa* (Araceae) in a tropical dry forest. In addition, we measured inflorescence traits and the temperature of the floral chamber. We found that the temperature of the floral chamber was always between 1°C and 3°C higher than the environmental temperature. Additionally, movement of pollinators between the inflorescences was neither random nor restricted to the closest plants. Finally, inflorescences that were tall and that had a high floral chamber temperature showed a high beetle visitation. Therefore, results suggest that pollen flow between plants and genetic structure of the plant population can be affected due to the non-random nature of the movement of pollinators, which can generate evolutionary consequences.

Key words: Nesting, Cyclocephala, spatial distribution, ecology, modularity, mutualism, pollination, Xanthosoma mafaffa.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones mutualistas planta-animal involucran un impacto reproductivo de la población animal sobre la población de plantas (polinización, dispersión de semillas) y un impacto nutricional recíproco de las

plantas (néctar, polen, pulpa de fruta) en la población animal; lo cual probablemente tenga consecuencias demográficas para las especies participantes (Vázquez *et al.* 2012). Las interacciones entre una planta y sus polinizadores también ejercen gran influencia en sus

adaptaciones morfológicas y fisiológicas (Chartier *et al.* 2014). Las angiospermas han desarrollado una amplia gama de estrategias reproductivas, relacionadas con la influencia de la morfología y fenología de las flores sobre el comportamiento de los polinizadores. Este comportamiento es determinado a menudo por las características florales de las plantas (por ejemplo; cantidad y calidad de la recompensa, morfología floral, la altura de la planta, orientación de las flores, entre otras), las cuales tienden a mejorar la eficiencia de la polinización (Tang *et al.* 2007). Aunque las flores pueden recibir una amplia gama de visitantes, los miembros de sólo uno o dos grupos principales; usualmente del mismo orden taxonómico, actúan como vectores efectivos (Bawa 1990). Por lo tanto, un polinizador efectivo es el vector de polen primario para una determinada especie de planta o para un grupo de especies de plantas.

Las tasas de visita de los polinizadores dependen de factores intrínsecos y extrínsecos a la planta. El atractivo de la planta para los polinizadores puede verse afectado por atributos intrínsecos tales como la morfología floral, la calidad y cantidad de las recompensas de los polinizadores y el tamaño de las exposiciones florales (García-Robledo *et al.* 2005). Por otro lado, el número de visitas está relacionado con la distancia entre las plantas. Aunque esta distancia es en última instancia limitada por la densidad de población de las plantas, la cual se altera por el tiempo y la duración de la floración (Heinrich y Raven 1972). El clima también puede ser un determinante importante, ya que las bajas temperaturas pueden disminuir la actividad de los polinizadores (Méndez y Díaz 2001). Por otra parte, la frecuencia de visitas a las plantas es un determinante clave del éxito reproductivo de las plantas. Algunos estudios han encontrado una reducción en el número de visitas y producción de frutos cuando la oferta floral disminuye, pero otros no han encontrado ningún efecto (Berjano *et al.* 2006). Además, se han documentado los efectos negativos de los tamaños poblacionales pequeños y el aislamiento sobre la fecundidad de las especies de plantas con sistemas de reproducción diversos (Ward y Johnson 2005, Kolb y Lindhorst 2006, Morgan *et al.* 2013). Los patrones de distribución espacial (a diferentes escalas) son de fundamental importancia para el éxito reproductivo de las plantas, esta relación es mediada por las respuestas comportamentales de los animales (Internicola *et al.* 2006, Somme *et al.* 2014).

Entender los factores que determinan el movimiento de los animales es fundamental para la ecología animal, ya que proporciona la base para una mayor exploración de los mecanismos que afectan procesos a nivel individual y poblacional. Los movimientos de

los animales corresponden con respuestas fisiológicas y conductuales, influenciadas por la forma en que los individuos interactúan y perciben su entorno biótico y abiótico (Finn *et al.* 2014). Independientemente de la escala, la cuantificación de los movimientos de los animales puede conducir a percepciones significativas de los fenómenos que configuran la evolución de las historias de vida (Finn *et al.* 2014). La distribución espacial de las poblaciones de plantas puede influir en el éxito reproductivo a través de la respuesta de los polinizadores a la densidad y presentación floral (Young 1988, Kunin 1997, Essenberg 2013). Adicionalmente, el éxito reproductivo puede variar entre las especies vegetales debido a las diferencias en la capacidad de sus polinizadores para moverse entre las plantas (Somanathan y Borges 2004). Por lo tanto, el éxito reproductivo de las plantas aisladas podría verse comprometido por la reducción de las visitas de polinizadores, especialmente si los polinizadores son voladores débiles (Somanathan y Borges 2004). Sin embargo, se conoce poco acerca de los patrones de movimiento de los polinizadores y sus consecuentes tasas de visita en poblaciones de plantas; particularmente para los bosques tropicales.

Por lo tanto, se investigó cómo la influencia de factores bióticos y abióticos afectan la interacción entre una planta y sus polinizadores en un bosque andino. En particular, se determinó la importancia relativa de la distribución espacial de la oferta floral sobre las tasas de visita de los polinizadores. Para lo cual se evaluó el movimiento de escarabajos del género *Cyclocephala* (Dynastinae) entre plantas de una especie de *Xanthosoma* (Araceae) en un bosque seco tropical Colombiano. Se espera que los escarabajos se movieran a las flores disponibles más cercanas, y que el número de escarabajos visitantes dependiera de las características de las inflorescencias.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio correspondió a un fragmento de bosque seco tropical ubicado en la vereda La Reforma, corregimiento Los Andes (Municipio de Cali), Colombia. Específicamente, los muestreos se realizaron en la finca “La Cabaña” y zonas aledañas (coordenadas 3°23'47"N, 76°34'39"W: entre los 1200-1300 msnm). La zona está localizada en la vertiente oriental de la Cordillera Occidental de Los Andes de Colombia dentro de la formación de bosque seco pre-montano. La vegetación de la zona está constituida principalmente por bosque natural secundario en la parte baja y en la parte más alta bosque primario y bosques de transición. La zona de estudio presenta un clima templado frío con

un patrón bimodal de lluvias, con picos en abril-mayo y el otro en octubre-noviembre. Las precipitaciones en la zona varían entre los 900 mm/año y los 2000 mm/año; la temperatura media es de 20°C y fluctúa entre los 13°C-34°C.

Sistema de estudio

Las plantas terrestres del género *Xanthosoma* (Ara-ceae) son relativamente comunes en el sotobosque de los Andes colombianos. La inflorescencia del género *Xanthosoma* se compone de un espádice compuesto de flores pistiladas en la base, un cinturón de flores estériles ofrecido como recompensa para los polinizadores en el medio y las flores estaminadas se ubican en la parte superior (Figura 1). Antes de la apertura, la inflorescencia se encuentra dentro de una bráctea (espata); durante la antesis, la parte superior de la espata se abre y expone la zona de estaminación del espádice. El área basal de la espata permanece cerrada, formando una cámara espaciosa que encierra las flores pistiladas y estériles (García-Robledo *et al.* 2004).

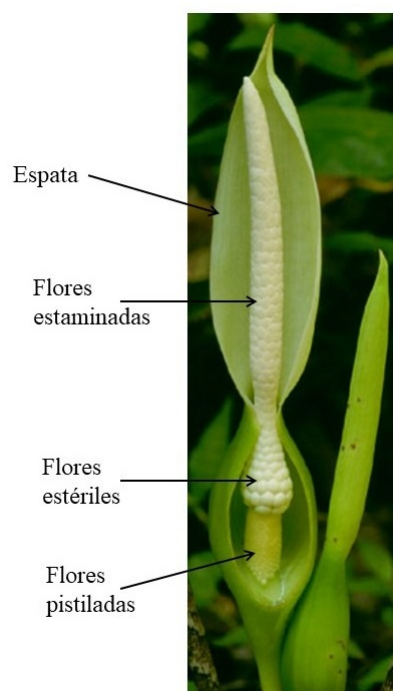


Figura 1. Estructura del espádice de una inflorescencia de *Xanthosoma*. Tomado de International Aroid Society, Inc.(Beath 2001).

Las inflorescencias duran dos noches y en algunas especies se presenta protoginia (Valerio 1988), pasando de la fase pistilada que atrae a los polinizadores en la noche que se abre, a una fase estaminada en la segunda noche, cuando se dispersa el polen. Cuando la inflorescencia se abre, produce calor y libera un olor dulce que atrae a sus polinizadores, escarabajos del

género *Cyclocephala* (Dynastinae). Los escarabajos llegan cubiertos con polen de otra inflorescencia y permanecen en el área basal de la espata (cámara floral) durante 24 horas, polinizando las flores pistiladas y alimentándose en el área estéril del espádice. En la segunda noche, los polinizadores salen del tubo y caminan sobre las flores estaminadas cubriéndose de polen nuevo y volando posteriormente a una inflorescencia recientemente abierta, transfiriendo el polen a las flores de esta (García-Robledo *et al.* 2004).

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron durante un periodo de 18 semanas consecutivas entre noviembre de 2017 y marzo de 2018 entre las 10:00 h y las 15:00 h.

Características de las plantas

Se identificaron los diferentes parches de *Xanthosoma mafaffa* presentes en la zona de estudio, se registró la posición geográfica de estos con la ayuda de un GPS y se contabilizaron las plantas presentes en cada uno de los parches. Las plantas fueron marcadas con números consecutivos y revisadas diariamente con el fin de ubicar las inflorescencias antes de la antesis; posteriormente, se midió la altura a la cual se encontraban cada una de las inflorescencias abiertas con respecto al suelo. Adicionalmente, se midió el largo de la espata que forma la inflorescencia; el ancho, el alto y la profundidad de la cámara de la inflorescencia; el ancho y la profundidad de la boca de la cámara de la inflorescencia y finalmente la longitud total de la inflorescencia, de cada una de las inflorescencias evaluadas. Adicionalmente, para caracterizar la variación en temperatura por parte de las inflorescencias, se registró continuamente la temperatura de la cámara de algunas inflorescencias (seleccionadas al azar) en intervalos de 1 minuto durante 48 horas con un datalogger EasyLog USB. Este procedimiento se repitió diariamente en plantas diferentes durante el periodo de muestreo. Finalmente, se registró la temperatura ambiental; la cual fue monitoreada continuamente con un datalogger Elitech RC-4HC a intervalos de 1 minuto durante 48 horas.

Movimiento de los polinizadores

En las plantas, que presentaron inflorescencias abiertas, se revisó la presencia de escarabajos polinizadores. La extracción de los polinizadores se realizó por medio de la agitación de las inflorescencias, con el fin de generar perturbación por el movimiento y así obligarlos a salir de la cámara de la inflorescencia. Una vez extraídos, cada escarabajo fue marcado en los élitros con números consecutivos realizando perforaciones con un alfiler entomológico No. 3, para evitar daño en las alas los élitros fueron levantados con una pinza entomológica suave. Adicionalmente, los escarabajos fueron sexados

con base en la presencia de garras protarsales y en el ancho de los protarsos de las patas delanteras, pues los machos tienen los tarsos anteriores engrosados y presentan una uña mayor robusta y fuertemente arqueada, por otro lado las hembras tienen el epipleurio elitoral ampliado cerca de los lados del abdomen (Gasca-Álvarez y Deloya 2016). Una vez marcados y sexados los polinizadores fueron reintroducidos nuevamente a la inflorescencia de la cual fueron extraídos. Este procedimiento se realizó en horas de la mañana, debido a que la actividad de los polinizadores durante este horario es baja y son fáciles de manipular. Diariamente, durante el periodo de muestreo, se revisaron todas las plantas marcadas y este procedimiento fue repetido en todas las inflorescencias abiertas encontradas.

Análisis de datos

Correlación entre la distancia entre plantas y el movimiento de los polinizadores

Debido a que todas las plantas no produjeron inflorescencias al mismo tiempo, se dividió el tiempo de muestro en cuatro temporadas; las cuales fueron definidas con base en la tasa de floración que presentaron las plantas, tomando como final de temporada cuando la tasa de floración disminuía durante varios días consecutivos. Posteriormente, para evaluar el efecto de la distancia entre plantas sobre el movimiento de los polinizadores se realizaron pruebas de Mantel (Mantel 1967), las cuales evaluaron la correlación entre las matrices de distancias entre plantas y la matriz de movimiento de polinizadores entre las plantas.

Grado de anidamiento y modularidad

Los registros de visitas por parte de los polinizadores a las plantas forman una red compleja de interacción, por lo cual se evaluaron los patrones de movimiento de los polinizadores a través de la estimación del grado de anidamiento y de modularidad. Para lo cual se organizaron los datos en una matriz de interacción entre escarabajos y plantas, ubicando las plantas en las filas y los polinizadores en las columnas, registrando así el número de visitas de cada polinizador a cada inflorescencia de cada planta.

Se estimó el grado de anidamiento de las interacciones obtenidas, basada en el índice de Superposición y Disminución de Relleno (NODF). Los valores de NODF oscilan entre 0 (sin jerarquización) y 100 (anidación perfecta). El valor de NODF fue calculado a partir de un procedimiento de remuestreo generando 1000 matrices aleatorias a partir de la matriz original con el algoritmo de Patefield (1981) implementado en la función `r2dtable` en el software estadístico R versión 3.4.1 (R Core Team 2013); este algoritmo fija los totales marginales para distribuir las interacciones y producir

redes en las que todas las especies están asociadas al azar. A partir de los valores de NODF obtenidos para el anidamiento, con las matrices aleatorias, se generaron intervalos de confianza del 95 % y se consideró una red como anidada si el NODF observado no se incluyó en ese intervalo de confianza.

Los grupos de polinizadores y plantas con conexiones más estrechas entre sí que con el resto del gráfico se denominan módulos. En particular, para evaluar la hipótesis de qué grupos de escarabajos visitan las mismas plantas, se evaluó la modularidad por medio del algoritmo QuaBiMo (Dormann y Strauss 2014) implementado en el programa R (R Core Team 2013). QuaBiMo es un algoritmo para identificar módulos en redes cuantitativas bipartitas (o de dos modos). El índice Q varía desde 0 (red aleatoria sin módulos) hasta 1 (modularidad máxima) (Dormann y Strauss 2014). Con el fin de evaluar la significancia del índice Q , se generaron 1000 matrices aleatorias a partir de la matriz original con un procedimiento de bootstrap utilizando el algoritmo de Patefield (1981) como antes. Las estimaciones de modularidad se evaluaron calculando intervalos de confianza del 95 % para los valores Q generados a partir de las matrices aleatorias, y considerando una red como modular si el Q observado no estaba incluido en el intervalo de confianza de los valores aleatorios.

Efecto de las características de la inflorescencia sobre la tasa de visita de los polinizadores a las plantas

Con el fin de caracterizar y resumir la variación en las características de las inflorescencias en unas pocas variables no-correlacionadas, se realizó un análisis de componentes principales con las variables: altura de la inflorescencia con respecto al suelo, ancho cámara de la inflorescencia, altura cámara de la inflorescencia, profundidad cámara de la inflorescencia, ancho boca de la cámara de la inflorescencia, profundidad boca de la cámara de la inflorescencia, altura espata de la inflorescencia y longitud total de la inflorescencia. Posteriormente, se evaluó el efecto de las características de las inflorescencias (PC1 y PC2), la temperatura de la cámara y el día desde la apertura de la inflorescencia sobre la tasa de visita de los polinizadores (número de escarabajos en la inflorescencia) a las plantas a través de un modelo lineal generalizado mixto (GLMM), con distribución de errores Poisson y con efectos aleatorios de la planta y la inflorescencia. Para la estimación de los parámetros se utilizó un enfoque bayesiano a partir de Cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC) con el paquete estadístico MCMCglmm (Hubin y Storvik 2018). Los modelos lineales generalizados mixtos permiten analizar diferentes tipos de variables de respuesta, modelando simultáneamente el valor esperado del fenómeno estudiado y su variabilidad (Somme *et al.*

2014). En particular, permiten modelar experimentos en presencia de observaciones no independientes.

RESULTADOS

La población de estudio estuvo compuesta por 55 plantas de la especie *Xanthosoma mafaffa* distribuidas en seis zonas (Figura 2), la cuales produjeron un total de 220 inflorescencias durante el periodo de muestreo (Figura 3a). Las plantas fueron visitadas por 1150 escarabajos polinizadores pertenecientes a dos especies del género *Cyclocephala*, de los cuales el 85.4 % pertenecían a la especie *C. aff. epistomalis* (Figura 3b) y el 14.6 % pertenecían a la especie *C. aff. melanocephala* (Figura 3c). El 60.4 % de los individuos fueron machos y el 39.6 % eran hembras; del total de machos capturados el 83.9 % pertenecieron a *C. aff. epistomalis* y el 16.1 % a *C. aff. melanocephala*, mientras del total de hembras capturadas el 87.7 % pertenecían a *C. aff. epistomalis* y el 12.3 % pertenecían a *C. aff. melanocephala*. El 55.1 % de los escarabajos fueron recapturados como mínimo una vez y como máximo 20 veces, siendo un mayor porcentaje de machos recapturados (67.8 %) con respecto a las hembras (32.2 %). Finalmente, el 83 % del total de machos recapturados pertenecieron a *C. aff. epistomalis* y el 17 % pertenecían a *C. aff. melanocephala*; del total de hembras recapturadas el 88.2 % pertenecían a *C. aff. epistomalis* y el 11.8 % a *C. aff. melanocephala*.



Figura 2. Imagen satelital del área de estudio ubicando la distribución de las seis zonas de muestreo ubicadas en la vereda La Reforma, Municipio de Santiago de Cali, Colombia.

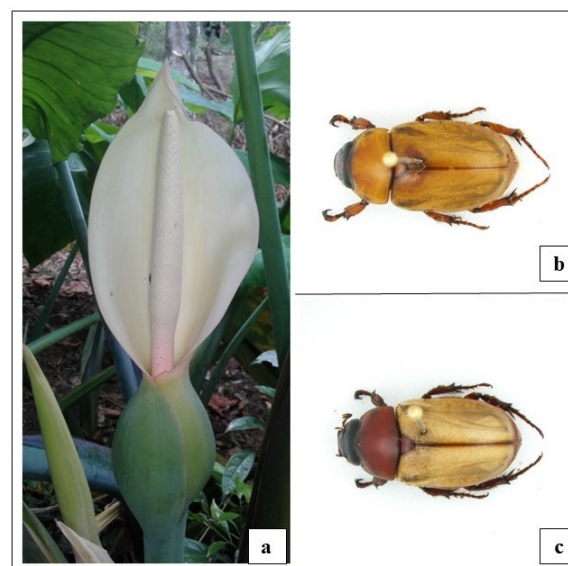


Figura 3. Especies de estudio. a) Inflorescencia de la planta *Xanthosoma mafaffa*; b) Polinizador *Cyclocephala* aff. *epistomalis*; c) Polinizador *Cyclocephala* aff. *melanocephala*.

A partir de los datos ambientales registrados se observó que la temperatura en la cámara de la inflorescencia aumenta a medida que comienza la apertura de la inflorescencia en horas de la mañana, alcanzando su máximo valor cuando están completamente abiertas entre las 17:00 h y las 19:00 h. La temperatura en la cámara de la inflorescencia (TC) siempre fue superior a la temperatura ambiental (TA) aproximadamente entre 1°C y 3°C, percibiéndose una mayor diferencia entre estas temperaturas a partir de las 15:00 h hasta las 23:00 h y una menor diferencia entre las temperaturas en horas de la mañana entre las 09:00 h hasta las 11:00 h (Figura 4).

Movimiento de los polinizadores

El test de Mantel evidenció que no hay un efecto de la distancia entre plantas sobre el movimiento de los polinizadores debido a que las correlaciones entre las matrices, en cada una de las temporadas, no fueron significativas (Tabla 1), lo cual indica que los polinizadores no tienden a visitar a las plantas más cercanas. La distribución de las visitas de los escarabajos a las plantas no fue anidada puesto que el valor observado del NODF (13.55) está incluido dentro del intervalo de confianza del modelo nulo (IC 95 %: 13.05 – 14.08). Lo cual indica que un grupo de escarabajos tiende a visitar las inflorescencias más atractivas (muchas visitas) y otro grupo las menos atractivas (pocas visitas). Por otro lado, se encontró que la distribución de las visitas de los escarabajos presentó un patrón modular debido a que el índice Q estimado (0.48) no estuvo incluido dentro del intervalo de confianza del modelo nulo (IC 95 %: 0.32 – 0.33). Por lo tanto, grupos de poliniza-

dores tienden a moverse entre grupos particulares de plantas, lo cual forma una estructura modular.

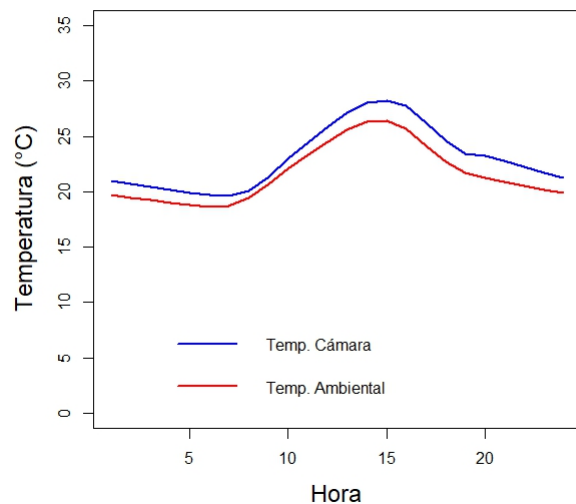


Figura 4. Variación horaria de la temperatura promedio en la cámara de la inflorescencia de *Xanthosoma mafaffa* (azul) y la temperatura ambiental promedio (rojo) durante un periodo de 24 horas.

Tabla 1. Evaluación del efecto de la distancia entre inflorescencias sobre el movimiento de los polinizadores durante cuatro temporadas (T1 a T4) usando la prueba de Mantel. Mantel- r : valor de correlación entre las matrices, p : valor p de la prueba.

Temporada	Mantel- r	p
T1	-0.27	0.99
T2	-0.28	1.00
T3	-0.18	0.99
T4	-0.20	0.99

Efecto de las características de la inflorescencia sobre la tasa de visita de los polinizadores a las plantas

El resultado del análisis de componentes principales indicó que el primer componente principal (PC1) representó la altura de la inflorescencia y contuvo el 91 % de la variación en los datos; mientras el segundo componente (PC2) representó la longitud total de la

flor y contuvo el 7 % de la variación total (Tabla 2). Por lo tanto, los dos primeros componentes se utilizaron con el fin de caracterizar y resumir la variación en las características de las inflorescencias. A partir del modelo mixto que incluyó el efecto de todos los factores, se identificó un efecto por parte del componente principal 1 (altura de la inflorescencia, $p = 0.048$) y la temperatura interna de la cámara ($p = 0.098$) (Tabla 3). De acuerdo con este modelo, aquellas inflorescencias que se encontraron a una mayor altura y que presentaron una temperatura mayor de la cámara presentaron un mayor número de visitas de escarabajos (Figuras 5 y 6). Por otra parte, el componente principal 2 (longitud total de la inflorescencia, $p = 0.637$) y el día desde la apertura no influyeron en el número de visitas de los polinizadores (Tabla 3). Finalmente, si hubo un efecto de la planta y la inflorescencia sobre la visita de los polinizadores, debido a que los intervalos de confianza para los efectos aleatorios fueron mayores a cero para planta (IC 95 %: 1.00 – 1.14) y para inflorescencia (IC 95 %: 1.00 – 1.31), lo que indica que hay plantas e inflorescencias que consistentemente atrajeron más polinizadores con respecto a las demás.

Tabla 2. Cargas de los factores para los dos primeros componentes principales del análisis de las características de las inflorescencias de *Xanthosoma mafaffa*. Altura de la inflorescencia con respecto al suelo (Alt-In), ancho cámara de la inflorescencia (An-C), altura cámara de la inflorescencia (Alt-C), profundidad cámara de la inflorescencia (Pr-C), ancho boca de la cámara de la inflorescencia (An-B), profundidad boca de la cámara de la inflorescencia (Pr-B), altura espata de la inflorescencia (Alt-Sp) y longitud total de la inflorescencia (LT). PC1: primer componente principal, PC2: segundo componente principal.

	PC1	PC2
Alt-In	0.9417	0.3342
An_C	0.0373	-0.0402
Alt_C	0.0797	-0.2203
Pr_C	0.0389	-0.0489
An_B	0.0119	-0.0085
Pr_B	0.0176	-0.0136
Alt_Sp	0.1838	-0.5587
LT	0.2636	-0.7234

Tabla 3. Coeficientes (e intervalos de confianza) del modelo lineal generalizado mixto para determinar los factores que afectan el movimiento de los polinizadores entre las inflorescencias de *Xanthosoma mafaffa*. Los factores utilizados fueron la temperatura de la cámara de la inflorescencia (TC), la altura de la inflorescencia representada por el componente principal 1 (PC1), la longitud total de la inflorescencia representada por el componente principal 2 (PC2) y los días desde la apertura de la inflorescencia (Día2 y Día3). Los factores aleatorios correspondieron a la planta y a la inflorescencia. i-95 %IC: límite inferior del intervalo de confianza, s-95 %IC: límite superior del intervalo de confianza. p = valor p de la prueba.

	Coeficiente	i-95 %IC	s-95 %IC	p
Intercepto	0.51	0.02	9.92	0.66
TC	1.62	1.01	11.19	0.10
PC1	1.53	1.02	10.96	0.05
PC2	1.50	0.95	10.98	0.64
Día2	1.36	0.54	11.35	0.51
Día3	1.42	0.26	13.45	0.88

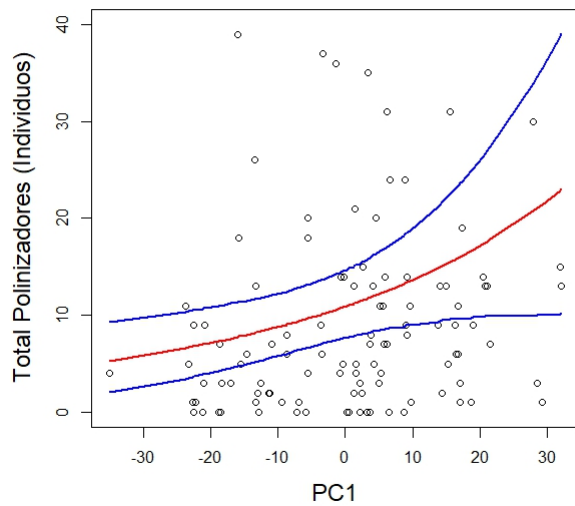


Figura 5. Relación entre el componente principal uno (altura de la inflorescencia) y el total de polinizadores en la cámara de la inflorescencia de *Xanthosoma mafaffa*. La línea roja representa la predicción del Modelo Lineal Generalizado Mixto, mientras la línea azul representa el intervalo de confianza (95 %) de la predicción.

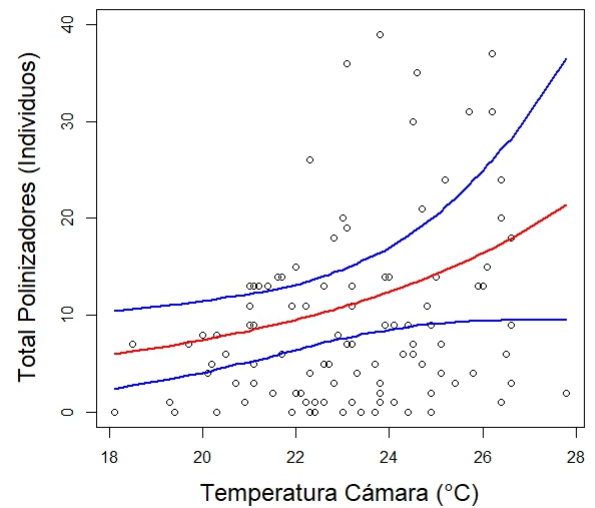


Figura 6. Relación entre la temperatura en la cámara de la inflorescencia de *Xanthosoma mafaffa* y el total de polinizadores. La línea roja representa la predicción del Modelo Lineal Generalizado Mixto, mientras la línea azul representa el intervalo de confianza (95 %) de la predicción.

DISCUSIÓN

La temperatura de la inflorescencia de *Xanthosoma mafaffa* siguió las variaciones de la temperatura ambiental, pero la temperatura dentro de la cámara de la inflorescencia siempre fue superior a la temperatura ambiental. Adicionalmente, los polinizadores no tienden a visitar las inflorescencias de las plantas más cercanas y la distribución de sus visitas no es aleatoria. Finalmente, el número de escarabajos polinizadores en las inflorescencias de las plantas de la especie *X. mafaffa* estuvo determinado por la altura de la inflorescencia y la temperatura dentro de la cámara de la

inflorescencia. Los resultados sugieren que la naturaleza no aleatoria del movimiento de los polinizadores puede tener consecuencias evolutivas para la población de *X. mafaffa* al afectar el flujo del polen entre plantas y por tanto la estructura genética de la población.

De acuerdo con lo esperado, la temperatura dentro de la cámara de las inflorescencias de *X. mafaffa* fue superior a la temperatura ambiental entre 1°C y 3°C. Las especies del género *Xanthosoma*, aumentan la temperatura de la cámara de la inflorescencia como efecto de la exposición de las flores femeninas del espádice (protoginia) (García-Robledo *et al.* 2004, 2005, Milet-Pinheiro *et al.* 2017), la cual puede alcanzar temperaturas de hasta 42°C en algunas especies de *Xanthosoma*. El calentamiento de las flores (termogenia) se ha registrado en 11 familias de las 450 familias de angiospermas, siendo la familia Araceae la que más especies termogénicas presenta (Luo *et al.* 2010). El patrón de producción de calor varía entre las flores de diferentes especies termogénicas debido a que la producción de calor varía durante el día de acuerdo con fases específicas del desarrollo floral. Las flores termorreguladoras muestran una relación inversa entre la temperatura ambiente y la tasa metabólica, lo que les permite mantener una temperatura interna relativamente estable en un rango de temperaturas ambientales. (Schimpf *et al.* 2017). En las inflorescencias de las aráceas la cámara alcanza temperaturas de hasta 3°C más que la temperatura ambiente, seguido por la liberación intensa de compuestos orgánicos volátiles, que atraen a los polinizadores (Young 1988).

Contrario a lo que se esperaba, se encontró que los escarabajos polinizadores no visitaron las inflorescencias que se encontraban más cercanas, es decir, no se presentó una correlación negativa de la distancia entre inflorescencias y las visitas de los polinizadores. Los escarabajos del género *Cyclocephala* exhiben una polinización del tipo "vecino más cercano", en la cual se desplazan a la inflorescencia de fase femenina receptiva (protoginia) más cercana (Young 1988). Por lo cual, otras especies del género *Xanthosoma* si presentan una relación significativa entre la distancia entre las inflorescencias y el número de visitas de sus polinizadores (García-Robledo *et al.* 2004). Sin embargo, la selección de la inflorescencia más cercana puede depender de la densidad de inflorescencias. A bajas densidades, los escarabajos se mueven a la inflorescencia más cercana; a densidades más altas, varias inflorescencias disponibles en distancias cortas, los escarabajos no se mueven necesariamente a la más cercana (García-Robledo *et al.* 2004). Por lo tanto, el movimiento de los polinizadores entre las inflorescencias en el presente estudio pudo estar afectado por la tasa de floración de las plantas, ya que no todas las

plantas de la población florecieron al mismo tiempo, interfiriendo así en las visitas de los polinizadores.

Por otro lado, los patrones de visita de los escarabajos a las plantas indicaron que los movimientos de los escarabajos entre las inflorescencias no fueron aleatorios. La estructura no anidada en la distribución de visitas a las plantas indica que las inflorescencias más atractivas (con más visitas de escarabajos) fueron visitadas por aquellos escarabajos que más registros presentaron durante el muestreo, mientras que las plantas con inflorescencias menos atractivas recibieron visitas por parte de los polinizadores que menos registros presentaron. Adicionalmente, la distribución de las visitas de los escarabajos a las plantas de *X. mafaffa* fue modular, lo que indica que existe un grupo de escarabajos polinizadores que se asocian con grupos de plantas determinados. Por lo tanto, el movimiento de los polinizadores estuvo restringido a un número determinado de plantas, lo que indica que todas las plantas no presentan la misma probabilidad de interactuar entre ellas, generando así consecuencias importantes para la estructura genética de la población de *X. mafaffa*. Esto sugiere que los escarabajos tienen diferentes capacidades sensoriales o diferentes preferencias florales y/o que el movimiento de los polinizadores entre las inflorescencias está influenciado por ciertas características de las plantas que las hacen más atractivas.

De acuerdo con lo esperado, las inflorescencias que presentaron una temperatura mayor dentro de la cámara presentaron un mayor número de escarabajos visitantes. Se ha encontrado que los polinizadores de las plantas de la familia Araceae generalmente son atraídos por sustancias químicas volátiles producidas por las inflorescencias (García-Robledo *et al.* 2004). La volatilización de las fuertes fragancias producidas por el calentamiento de las inflorescencias es importante para atraer a los escarabajos polinizadores desde distancias grandes (Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger 1991). Posteriormente, estos estímulos olfativos son reemplazados a corta distancia por señales visuales, y los escarabajos se orientan hacia las flores (o inflorescencias) de color claro que se encuentren más visibles (Gottsberger *et al.* 2012). La exhibición visual y olfativa de las flores incluye, por lo tanto, los rasgos florales que desempeñan los papeles más importantes en la atracción de los polinizadores. Por otro lado, el ambiente cálido dentro de la cámara de las inflorescencias durante la primera noche, generado por la producción de calor, les permite a los escarabajos gastar menos energía para mantenerse calientes y realizar sus actividades (Gottsberger *et al.* 2012); como por ejemplo, el vuelo o la preparación del vuelo disminuyendo así la endotermia.

Finalmente, de acuerdo con lo esperado las inflorescencias que se encontraron a una mayor altura del suelo presentaron un mayor número de escarabajos visitantes que las de menor altura. En la orquídea *Caladenia huegelii*, las flores de rango normal de altura, 20-30 cm, fueron polinizadas más regularmente; mientras que las avispa polinizadoras tenían dificultades para encontrar flores de menos de 10 cm; por lo tanto, estas flores a menudo eran pasadas por alto por los polinizadores (Stoutamire 1983). La propagación del aroma floral se efectúa gracias a factores ambientales e intrínsecos de la flor como el tamaño de las fuentes (flores) y su posición relativa al suelo (Farré-Armengol *et al.* 2013). Estos rasgos provocan diferentes eficiencias en la detección y ubicación de la fuente de señal por parte del polinizador. La dispersión de los olores se ve favorecida en inflorescencias de mayor altura, debido a que, una vez que las moléculas odorantes se evaporan de una fuente, instantáneamente son transportadas por las corrientes de aire (Riffell *et al.* 2009), los cuales encuentran menos barreras de dispersión a mayores alturas en el sotobosque de los bosques secundarios.

La diversidad y el mantenimiento de los servicios de polinización están siendo desafiados por el cambio ambiental y la disminución de las poblaciones de plantas y polinizadores. En tales circunstancias, un mayor entendimiento de las interacciones entre las plantas y sus polinizadores puede jugar un papel importante en el avance de la ecología básica, así como en la conservación y manejo de las poblaciones silvestres. En particular, los movimientos de los polinizadores permiten comprender las consecuencias para el movimiento del polen, el flujo de genes y los patrones de apareamiento (Mitchell *et al.* 2009). Los resultados indican que existen características que hacen más atractivas a las inflorescencias por parte de los polinizadores y que la distribución de las visitas de los escarabajos presenta una estructura modular; ya que grupos de polinizadores tendieron a moverse entre grupos de plantas. Por lo cual los resultados sugieren que el

movimiento de los polinizadores entre las plantas no es aleatorio, lo cual puede generar que los patrones de apareamiento en la población de *X. mafaffa* no son aleatorios. Esto es de importancia evolutiva porque el apareamiento de individuos distintos resulta en éxitos reproductivos diferentes (Partridge y Halliday 1984). El éxito reproductivo diferencial, como una consecuencia de selección, puede causar cambios en rasgos morfológicos y comportamentales sobre los cuales se basa el apareamiento no-aleatorio. Estas alteraciones en los rasgos de la población pueden darse sí: (1) existe variación genética para los rasgos determinantes de cuales individuos se aparean, y (2) el apareamiento no aleatorio resulta en propagación diferencial de genes (Partridge y Halliday 1984). Por lo tanto, los patrones de movimiento de los escarabajos pueden afectar el flujo genético entre individuos, el cual es crucial para la reproducción de las plantas ya que determina el éxito reproductivo y la estructura genética de la población.

AGRADECIMIENTOS

En memoria de mi padre Adolfo Enrique De la vega T. quien en vida fue mi mayor apoyo, mi consejero, mi amigo, por brindarme toda su paciencia, todo su cuidado y todo su amor. A Wilmar Bolívar y a sus tías Clara y Ligia por abrirme las puertas de su casa para realizar el trabajo de campo. A Alejandro Zuluaga, por su valiosa colaboración en la identificación de las plantas. A Oscar Enrique Murillo, por permitirme la oportunidad de realizar esta investigación juntos, por sus consejos y por su gran amistad. A Viviana Aya y Paola Asprilla por su compañía en campo, su amistad incondicional y por su gran apoyo emocional en los momentos difíciles. Finalmente, a mis hermanos, sobrinos y sobre todo a mi madre María Eugenia Quintero, por ser mi todo, por preocuparse por mi cuando estaba en campo, por su infinito respaldo y sobre todo por su cariño.

LITERATURA CITADA

- Bawa, K. S. (1990), "Plant-pollinator interactions in tropical rain forests", *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 21, pp. 399–422.
- Beath, D. (2001), "Pollination ecology of the Araceae", available at: <http://www.aroid.org> (accessed 10 August 2018).
- Berjano, R., de Vega, C., Arista, M., Ortiz, P. L. and Talavera, S. (2006), "A multi-year study of factors affecting fruit production in *Aristolochia paucinervis* (Aristolochiaceae)", *American Journal of Botany*, Vol. 93 No.4, pp. 599–606.
- Chartier, M., Gibernau, M. and Renner, S. S. (2014), "The evolution of pollinator-plant interaction types in the Araceae", *Society for the Study of Evolution*, Vol. 68 No.5, pp. 1533–1543.
- Dormann, C. F. and Strauss, R. (2014), "A method for detecting modules in quantitative bipartite networks", *Methods in Ecology and Evolution*, Vol. 5 No.1, pp. 90–98.

- Essenberg, C. J. (2013), "Explaining the effects of floral density on flower visitor species composition", *The American Naturalist*, Vol. 181 No.3, pp. 344–356.
- Farré-Armengol, G., Filella, I., Llusia, J. and Peñuelas, J. (2013), "Floral volatile organic compounds: Between attraction and deterrence of visitors under global change", *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, Vol. 15 No.1, pp. 56–67.
- Finn, J. T., Brownscombe, J. W., Haak, C. R., Cooke, S. J., Cormier, R., Gagne, T. and Danylchuk, A. J. (2014), "Applying network methods to acoustic telemetry data: Modeling the movements of tropical marine fishes", *Ecological Modelling*, Vol. 293, pp. 139–149.
- García-Robledo, C., Kattan, G., Murcia, C. and Quintero-Marín, P. (2004), "Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia", *Journal of Tropical Ecology*, Vol. 20 No.4, pp. 459–469.
- García-Robledo, C., Kattan, G., Murcia, C. and Quintero-Marín, P. (2005), "Equal and opposite effects of floral offer and spatial distribution on fruit production and predispersal seed predation in *Xanthosoma daguense* (Araceae)", *Biotropica*, Vol. 37 No.3, pp. 373–380.
- Gasca-Álvarez, H. J. and Deloya, C. (2016), "Description of the female of *Cyclocephala monacha* Ratcliffe, 2008 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), with a checklist of *Cyclocephala* Dejean species occurring in Colombia", *The Coleopterists Bulletin*, Vol. 70 No.3, pp. 645–653.
- Gottsberger, G. and Silberbauer-Gottsberger, I. (1991), "Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae)", *Biotropica*, Vol. 23 No.1, pp. 23–28.
- Gottsberger, G., Silberbauer-Gottsberger, I., Seymour, R. S. and Dötterl, S. (2012), "Pollination ecology of *Magnolia ovata* may explain the overall large flower size of the genus", *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, Vol. 207 No.2, pp. 107–118.
- Heinrich, B. and Raven, P. H. (1972), "Energetics and pollination ecology", *Science*, Vol. 176 No.4035, pp. 597–602.
- Hubin, A. and Storvik, G. (2018), "Mode jumping MCMC for Bayesian variable selection in GLMM", *Computational Statistics and Data Analysis*, Vol. 127, pp. 281–297.
- Internicola, A. I., Juillet, N., Smithson, A. and Gigord, L. D. B. (2006), "Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid", *Oecologia*, Vol. 150 No.3, pp. 435–441.
- Kolb, A. and Lindhorst, S. (2006), "Forest fragmentation and plant reproductive success: A case study in four perennial herbs", *Plant Ecology*, Vol. 185 No.2, pp. 209–220.
- Kunin, W. E. (1997), "Population size and density effects in pollination: Pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica Kaber*", *Journal of Ecology*, Vol. 85 No.2, pp. 225–234.
- Luo, S.-X., Chaw, S.-M., Zhang, D. and Renner, S. S. (2010), "Flower heating following anthesis and the evolution of gall midge pollination in Schisandraceae", *American Journal of Botany*, Vol. 97 No.7, pp. 1220–1228.
- Mantel, N. (1967), "The detection of disease clustering and a generalized regression approach", *Cancer Research*, Vol. 27 No.2, pp. 209–220.
- Méndez, M. and Díaz, A. (2001), "Flowering dynamics in *Arum italicum* (Araceae): Relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context on fruit initiation", *American Journal of Botany*, Vol. 88 No.10, pp. 1774–1780.
- Milet-Pinheiro, P., Gomes Gonçalves, E., Navarro, D. M. do A. F., Nuñez-Avellaneda, L. A. and Maia, A. C. D. (2017), "Floral scent chemistry and pollination in the Neotropical aroid genus *Xanthosoma* (Araceae)", *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, Vol. 231, pp. 1–10.
- Mitchell, R. J., Irwin, R. E., Flanagan, R. J. and Karron, J. D. (2009), "Ecology and evolution of plant-pollinator interactions", *Annals of Botany*, Vol. 103, pp. 1355–1363.
- Morgan, J. W., Meyer, M. J. and Young, A. G. (2013), "Severe habitat fragmentation leads to declines in genetic variation, mate availability, and reproductive success in small populations of a once-common Australian *Grassland daisy*", *International Journal of Plant Sciences*, Vol. 174 No.9, pp. 1209–1218.
- Partridge, I. and Halliday, T. (1984), "Mating patterns and mate choice", in: Krebs J. and Davies N. (Eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer, pp. 222–250.

- Patefield, W. M. (1981), "Algorithm AS 159: An efficient method of generating random RxC tables with given row and column totals", *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, Vol. 30 No.1, pp. 91–97.
- R Core Team. (2013), "R: A language and environment for statistical computing", *R Foundation for Statistical Computing*, Vol. 1.
- Riffell, J. A., Abrell, L. and Hildebrand, J. G. (2009), "Physical processes and real-time chemical measurement of the insect olfactory environment", *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 34 No.7, pp. 837–853.
- Schimpf, N. G., Terblanche, J. S., Smit, M. F. and Matthews, P. G. D. (2017), "Respiration, thermogenesis, and thermoregulation of *Victoria cruziana* flowers", *Aquatic Botany*, Vol. 138, pp. 37–44.
- Somanathan, H. and Borges, R. M. (2004), "Does neighborhood floral display matter? Fruit set in carpenter bee-pollinated *Heterophragma quadriloculare* and beetle-pollinated *Lasiosiphon eriocephalus*", *Biotropica*, Vol. 36 No.2, pp. 139–147.
- Somme, L., Mayer, C. and Jacquemart, A.-L. (2014), "Multilevel spatial structure impacts on the pollination services of *Comarum palustre* (Rosaceae)", *PLOS ONE*, Vol. 9 No.6, pp. 1–10.
- Stoutamire, W. P. (1983), "Wasp-pollinated species of *Caladenia* (Orchidaceae) in South-Western Australia", *Australian Journal of Botany*, Vol. 31 No.4, pp. 383–394.
- Tang, Y., Xie, J. and Sun, H. (2007), "Pollination ecology of *Pedicularis muscoides* H. L. Li subsp. *himalayca* Yamazaki from Alpine areas of Western Sichuan, China", *Artic, Antartic, and Alpine Research*, Vol. 39 No.3, pp. 481–487.
- Valerio, C. E. (1988), "Notes on phenology and pollination of *Xanthosoma wendlandii* (Araceae) in Costa Rica", *Revista de Biología Tropical*, Vol. 36 No.1, pp. 55–61.
- Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Maldonado, M. B., Chacoff, N. P., Dorado, J., Stevani, E. L. and Vitale, N. L. (2012), "The strength of plant-pollinator interactions", *Ecology*, Vol. 93 No.4, pp. 719–725.
- Ward, M. and Johnson, S. D. (2005), "Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae)", *Oikos*, Vol. 108 No.2, pp. 253–262.
- Young, H. J. (1988), "Neighborhood Size in a beetle pollinated tropical Aroid: Effects of low density and asynchronous flowering", *Oecologia*, Vol. 76 No.3, pp. 461–466.